

RÉGIME ALIMENTAIRE DE *PTEROPUS RUFUS*
(CHIROPTERA : PTEROPODIDAE) DANS LA RÉGION SUB-ARIDE
DU SUD DE MADAGASCAR

Martin RAHERIARISENA¹

SUMMARY. — *Diet of Pteropus rufus (Chiroptera : Pteropodidae) in the sub-arid region of southern Madagascar.* — *Pteropus rufus*, a Megachiroptera species endemic to Madagascar, is currently threatened because of various types of anthropogenic pressures. Few data were previously available on food types eaten by this species. A seven-month study was carried out in the sub-arid zone of southern Madagascar (region of Berenty), to investigate its dietary spectrum. Techniques used included faecal analyses, direct observations near consumed plants, and interviews with local people. This species' diet is composed of fruits (59.0-65.1% ; particularly large ones), flowers (17.3-35.0%), and leaves (6.0-18.0%). The proportion of these elements in its diet depends on seasonal variations of plant phenology and the species' activity, particularly reproduction. During the breeding season, *P. rufus* consumes more leaves. Globally, 21 plants species were documented in its diet, eight of which are native and 13 introduced. Two species (*Tamarindus indica* "fruits" and *Agave rigidana* "flowers") make up to 33.5-90.4% of the food consumed by this bat within the study area. *P. rufus* is best considered a dietary vegetarian generalist.

RÉSUMÉ. — *Pteropus rufus*, Mégachiroptère endémique de Madagascar est actuellement menacé par divers types de pressions anthropiques. Peu de choses étaient connues de sa nourriture. Pour déterminer son régime alimentaire, sept mois d'étude ont été passés dans une zone sub-aride du sud de Madagascar, dans la région de Berenty. Les analyses des fèces, les observations directes sur les plantes visitées et les enquêtes auprès des habitants riverains furent les techniques utilisées. Le régime alimentaire de cette espèce s'est avéré composé pour 59,0-65,1 % de fruits (particulièrement de gros fruits), 17,3-35,0 % de fleurs et 6,0-18,0 % de feuilles. Ces proportions dépendent de la phenologie des plantes consommées et de l'activité de l'espèce, en particulier durant la reproduction. Ainsi, pendant la période d'accouplement, *P. rufus* mange plus de feuilles. Pendant l'étude, 21 espèces de plantes au total ont été consommées par cette chauve-souris, dont 8 indigènes et 13 introduites ; deux espèces (*Tamarindus indica* « fruits » et *Agave rigidana* « fleurs ») constituent de 33,5 à 90,4 % de son régime. *P. rufus* peut donc être considéré comme une espèce végétarienne généraliste au plan alimentaire.

Du point de vue de leur régime alimentaire, la plupart des espèces de Mégachiroptères (Famille des Pteropodidae) sont des végétariens généralistes ; elles peuvent se nourrir de fruits, de nectar, de pollen et de feuilles (Mickleburgh *et al.*, 1992 ; Fleming, 1993 ; Funakoshi *et al.*, 1993 ; Utzurrum, 1995 ; Entwistle & Corp, 1997 ; Ratrimomanarivo, 2003). A Madagascar, les Mégachiroptères sont représentés par trois espèces endémiques :

¹ Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences, B.P. 906, Université d'Antananarivo, Antananarivo (101), Madagascar & WWF, Ecology Training Program, B.P. 738, Antananarivo (101), Madagascar. E-mail : etp@wwf.mg

Rousettus madagascariensis, *Eidolon dupreanum* et *Pteropus rufus* (Peterson *et al.*, 1995). Cette dernière est la plus menacée par la chasse et la destruction de ses habitats (Madagascar CAMP, 2002). Peu d'informations sont disponibles sur le régime alimentaire de *P. rufus* (e.g., Raheriarisena, 2000 ; Bollen & Elsacker, 2002) qui peut se rencontrer à Madagascar dans quelques régions montrant différents types de végétation et de climat ; toutefois la majorité des colonies se rencontre sur les petites îles et les zones côtières de basse altitude.

L'objectif de la présente étude est de déterminer le régime alimentaire de *P. rufus*, une espèce dont les mâles pèsent 650-750 g et les femelles 500-550 g (Peterson *et al.*, 1995). La zone d'étude, Réserve Privée de Berenty et ses alentours, est située dans la région sèche du sud de Madagascar caractérisée par une formation forestière climacique de « fourrés épineux ». Deux questions ont essentiellement été posées : 1) quelles espèces végétales sont utilisées par *P. rufus* comme source d'alimentation dans cette formation typique du sud de Madagascar ? 2) comment *P. rufus* satisfait-il ses besoins trophiques dans cette formation végétale sèche ?

MÉTHODOLOGIE

SITE D'ÉTUDE

L'étude sur le régime alimentaire a été réalisée du 12 février au 26 août 1998 dans la Réserve Privée (RP) de Berenty, dans le sud de Madagascar. Les différents fragments de relique forestière dans la région de Berenty et ses alentours sont disséminés dans quelques milliers d'hectares de plantations d'*Agave rigidana* (Agavaceae), une plante introduite à Madagascar. Cette Réserve abrite la plus grande colonie de *P. rufus* connue dans la région sud de Madagascar : l'effectif va de 600 à 1 770 individus et varie suivant la saison (Raheriarisena, 2000).

La RP de Berenty représente le plus grand fragment de forêt-galerie intacte en bordure du fleuve Mandrare (O'Connor, 1988). Elle se situe dans la partie centre-sud de Madagascar, à 20 km du littoral sud, et à 14 km au nord-ouest d'Amboasary-Atsimo (25°00'S, 46°18'E ; altitude variant entre 15 et 30 m). La forêt de Berenty est constituée de 4 parcelles, couvrant au total une superficie d'environ 236 ha :

- parcelle n° 1 (Malaza) : 200 ha, dans laquelle se situent les dortoirs de la colonie de *P. rufus* ;
- parcelle n° 2 (Ankoba) : 20 ha ;
- parcelle n° 3 (forêt épineuse) : 12 ha ;
- parcelle n° 4 (Anaramalangy) : 4 ha.

La RP de Berenty fait partie du domaine du sud, plus précisément de la région du sud-ouest (White, 1983), dans laquelle règne le climat sub-aride, avec une pluviométrie faible et irrégulière, et une longue saison sèche de 7 à 8 mois de mars à octobre. Entre les années 1987 et 1992, la pluviométrie moyenne annuelle a été de 507 mm, avec un maximum de 703 mm en 1989 et un minimum de 226 mm en 1991 ; la température moyenne annuelle est de 24,1 °C (minimum : 16,9 °C ; maximum : 31,5 °C) (Rakotoarisoa, 1994).

A l'intérieur de la forêt épineuse (bush du sud), la RP de Berenty est formée en général par de la forêt-galerie et pour une petite partie de fourrés épineux. Cette forêt-galerie est une étroite bande de végétation qui longe le fleuve Mandrare. Elle est dominée principalement par l'espèce d'arbre *Tamarindus indica* (Fabaceae). A côté de cette dernière, il y a aussi quelques espèces de grands arbres (* = espèce exotique) : *Acacia roovumae*, *Albizia polyphylla*, *Pithecellobium dulce** (Fabaceae) ; *Celtis bifida*, *C. gomphophylla*, *C. philippensis** (Celtidaceae) ; *Rinorea greveana* (Violaceae) ; *Crateva excelsa* (Brassicaceae) ; *Tabernaemontana coffeoides** (Apocynaceae) ; *Ficus grevei*, *F. megapoda*, *F. pachyclada*, *F. cocculifolia* (Moraceae) ; et *Quivisiaanthepapinae* (Meliaceae). Les dortoirs de la colonie de *P. rufus* sont situés dans cette formation forestière ; ils sont constitués par 24 pieds d'arbre : 12 *Tamarindus indica*, 4 *Celtis philippensis**, 4 *Neotina isoneura* (Sapindaceae), 2 *Crateva excelsa*, 1 *Celtis biphida* et 1 *Quivisiaanthepapinae*. La forêt épineuse est caractérisée par les Didiereaceae, Asclepiadaceae, Euphorbiaceae, Liliaceae et Crassulaceae.

COLLECTE ET ANALYSE DES DONNÉES

Les données ont été collectées sur 124 jours. Durant la journée, lorsque les individus de *P. rufus* se regroupent dans leurs dortoirs, ils mangent les feuilles de *Tamarindus indica* en avalant le jus et en laissant tomber les restes sous forme des pelotes qui, en plus des fèces, ont été collectées chaque jour dans les dortoirs.

Dortoirs

Sous les arbres dans les dortoirs, dix endroits ou placettes ont été choisis comme points de collecte. Le choix était basé sur la présence de groupes de *P. rufus* suspendus à des branches d'arbres. Ces placettes sont restées fixes durant l'étude, sauf quand les individus se sont déplacés au cours des saisons. Au niveau de chaque placette, un drap carré de 1 m de côté a été placé au sol pour collecter les fèces et les pelotes. Tôt le matin, avant le comptage et la détermination des fèces et des pelotes, le nombre d'individus de *P. rufus* qui auraient pu faire tomber leurs fèces sur ces dix points de collecte a été déterminé ; c'est le nombre d'individus échantillonnés.

Les données ont été recueillies normalement chaque matin avant 9 h, c'est-à-dire trois heures au moins après le retour des derniers individus aux dortoirs et quand tous les individus ont presque fini de déféquer. Toutes les fèces et les pelotes tombées sur les draps ont été comptées et déterminées. Après le comptage, les draps étaient ramassés, lavés et remplacés par d'autres draps propres pour la prochaine collecte. Pour détecter les espèces de plantes rarement consommées ou du moins en faibles quantités, d'autres fèces et pelotes ont été recherchées dans les dortoirs hors de ces dix placettes.

Sites d'alimentation

Pour connaître les sites d'alimentation et les espèces de plantes que *P. rufus* visite pour se nourrir, des observations aléatoires nocturnes et diurnes dans la forêt et ses alentours ont été effectuées. Sous la canopée des sites d'alimentation, les données ont été recueillies chaque jour dès le lever du soleil ; toutes les fèces et les pelotes rencontrées ont été analysées.

Détermination d'organes et d'espèces de plantes

L'identification des fruits par les graines trouvées dans les fèces a été effectuée par comparaison morphologique avec les graines de fruits collectés dans la nature. Pour l'identification des autres restes végétaux trouvés dans les fèces, des observations sous microscope ou loupe ont été effectuées :

- dans le cas des fleurs (grains de pollen), l'identification des espèces était réalisée en comparant les grains de pollen contenus dans les fèces avec ceux provenant de fleurs récoltées sur le terrain. La comparaison était basée sur la forme, la couleur, la taille et l'aspect de l'exine des grains de pollen ;

- s'il s'agissait de pulpe de fruit, l'identification des espèces était faite par comparaison avec la pulpe de fruits frais récoltés sur le terrain ; cette comparaison était basée sur la couleur, l'odeur et l'aspect ;

- pour les feuilles, l'identification des espèces fut un peu difficile ; mais on peut savoir si *P. rufus* mange les feuilles d'une quelconque espèce de plante par la présence des pelotes tombées aux alentours des pieds-mères.

Pour les observations sous microscope ou loupe et pour bien séparer les différents constituants, les fèces ont été diluées dans 2-3 cc d'eau distillée. Le tout était mis dans un tube Eppendorf d'où 1 à 2 gouttes du mélange étaient prélevées et examinées entre lame et lamelle.

Analyse de données

Le test du Chi-deux (χ^2) a été utilisé pour comparer les échantillons mensuels (pourcentages des différentes parties de plante consommées).

RÉSULTATS

FÈCES

Le nombre de fèces collectées chaque jour sous les arbres dortoirs varie de 60 à 189 (moyenne $m = 136 \pm 50$; coefficient de confiance à 95 %). De février à mars, il tombe de 73 à 60 mais à partir de mars jusqu'en août, il augmente jusqu'à atteindre 189 (Fig. 1), bien que le nombre d'individus de *P. rufus* échantillonnés ne varie pas beaucoup au cours de la même période (Fig. 2).

L'analyse des 15 891 fèces collectées dans les dix placettes sous les arbres-dortoirs montre que *P. rufus* ingère des fruits de 7 espèces, des fleurs de 2 espèces et des feuilles de 2 espèces.

Les résultats montrent que *P. rufus* se nourrit principalement dans la région de Berenty (Tableau I) :

- des fruits et des feuilles de *Tamarindus indica*, des feuilles de *Celtis philippensis* et de grains de pollen d'*Agave rigidana* durant les 7 mois étudiés (février à août) ;

- de fruits de *Ficus megapoda* durant les 4 mois de février à mai, mais principalement en février et mars ;

- de fruits de *Crateva excelsa*, de *Ficus grevei*, de *Flacourtia* sp., de *Mangifera indica* et de *Psidium guajava* en février et mars ;

- de pollens d'*Eucalyptus* spp. en juin.

En considérant seulement les différentes parties de plantes (fruits, fleurs et feuilles) consommées, la composition du régime alimentaire mensuel n'a que peu varié durant la période d'étude (Tableau II) : les fruits dominants, représentent 59 à 65 % du régime ; les fleurs (pollens) constituent 20 % de la nourriture sauf en avril où elle atteignent 35 % ; les feuilles représentent 18 % du régime sauf en avril quand elles tombent à 6 %. D'après le test du Chi-deux (χ^2), *P. rufus* ne présente aucun changement significatif de régime alimentaire au cours de deux mois successifs, sauf entre les mois de mars et d'avril ($\chi^2 = 6,540$; $0,02 < P < 0,05$; avec 2 ddl).

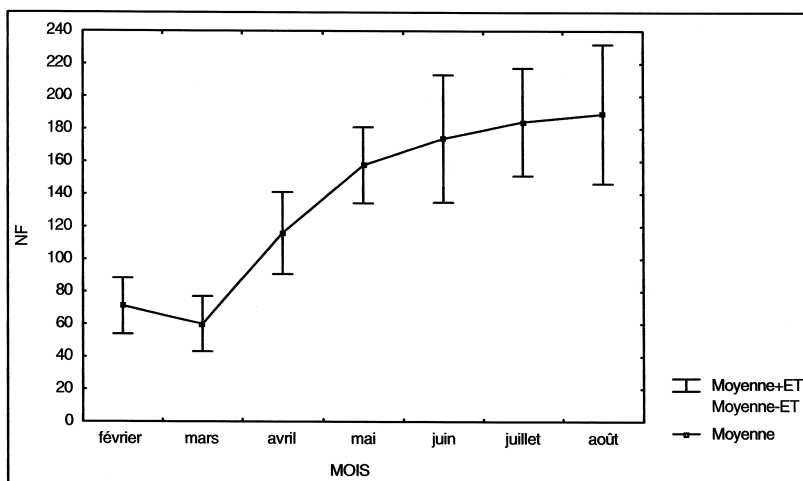


Figure 1.— Variations mensuelles du nombre quotidien moyen de fèces collectées dans le dortoir de *Pteropus rufus*. NF : nombre de fèces, ET : écart-type

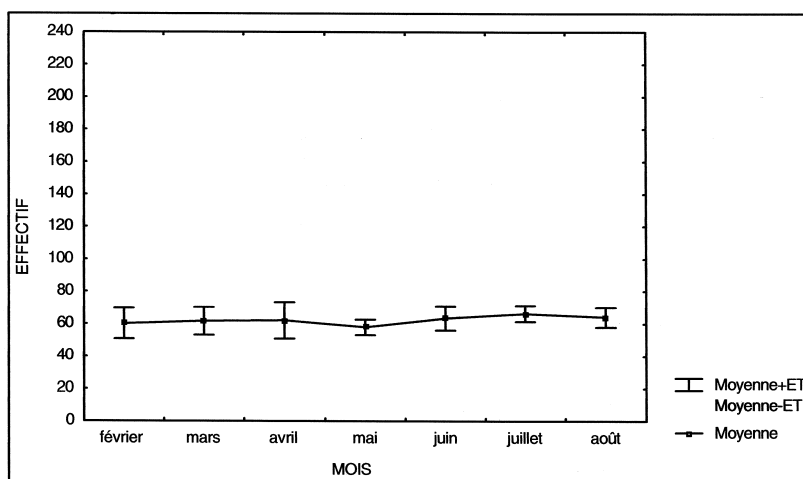


Figure 2.— Variations mensuelles de l'effectif quotidien moyen échantillonné de *Pteropus rufus*. ET : écart-type

PELOTES DE RÉJECTION

En 124 jours de collecte de données, 5 842 pelotes de réjection ont été recueillies dans dix points de collecte sous les arbres-dortoirs. Les arbres-perchoirs qui constituent les dortoirs sont représentés en grand nombre par *Tamarindus indica*. Cette espèce, dotée d'un feuillage vert durant la plupart de notre période d'étude, a commencé à perdre ses feuilles durant la deuxième moitié de juillet et a continué de le faire jusqu'à la quatrième semaine d'août. Les pelotes des feuilles mâchées par *P. rufus* sont lâchées sous l'arbre nourricier ; bien que les dortoirs soient constitués par six espèces de plantes (*Celtis biphida*, *C. philippensis*, *Crateva exelsa*, *Neotina isoneura*, *Quivisianthe papinae* et *T. indica*), les pelotes collectées dans les dortoirs sont en totalité constituées uniquement de feuilles de *T. indica*.

TABLEAU I

Pourcentage (%) des espèces de plantes (fruits, fleurs et feuilles)
consommées mensuellement par *Pteropus rufus*

Mois & Nombre de fèces Familles & Espèces	Février 1164	Mars 1501	Avril 2331	Mai 3621	Juin 2795	Juillet 2207	Août 2272
AGAVACEAE :							
<i>Agave rigidana</i> * (pollen-fleurs)	22,40	23,70	35,02	26,10	18,19	18,60	17,30
ANACARDIACEAE :							
<i>Mangifera indica</i> * (fruits)	12,90	2,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
BRASSICACEAE :							
<i>Crateva excelsa</i> (fruits)	6,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
FABACEAE :							
<i>Tamarindus indica</i> (fruits)	11,10	38,40	55,41	46,00	61,49	61,50	65,10
MORACEAE :							
<i>Ficus grevei</i> (fruits)	2,60	5,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Ficus megapoda</i> (fruits)	15,40	6,70	0,04	0,28	0,00	0,00	0,00
MYRTACEAE :							
<i>Eucalyptus</i> spp.* (pollen-fleurs)	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00
<i>Psidium guajava</i> * (fruits)	0,95	0,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SALICACEAE :							
<i>Flacourtia</i> sp. (fruits)	1,70	1,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Mixtes (fruits-fruits et fruits-fleurs)	8,05	5,90	3,42	15,35	2,70	0,00	0,00
Feuilles (<i>Celtis</i> et <i>Tamarindus</i>)	18,90	15,73	6,11	12,27	17,58	19,90	17,60
Total (%)	100	100	100	100	100	100	100

* = Espèce exogène.

TABLEAU II

Pourcentage (%) des différentes parties de plantes (fruits, fleurs et feuilles)
consommées mensuellement par *Pteropus rufus*

Mois Partie consommée	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août
Feuilles (%)	18	15,7	6	12,8	17,6	17,1	17,6
Fleurs (%)	22,4	23,7	35	26,1	18,3	18,6	17,3
Fruits (%)	59,6	60,6	59	61,1	64,1	64,3	65,1
Total (%)	100	100	100	100	100	100	100

A partir de la semaine du 20 au 26 février, le nombre de pelotes collectées par semaine a augmenté rapidement pour atteindre le maximum durant la semaine du 26 juin au 2 juillet, puis il a diminué rapidement jusqu'à la semaine du 21 au 27 août avec des fluctuations assez marquées (Fig. 3). Les nombres élevés de pelotes collectées de la semaine du 24 au 30 avril jusqu'à celle du 26 juin au 2 juillet coïncide avec la période d'accouplement de *P. rufus* (Raheriarisena, 2000).

LES ESPÈCES DE PLANTES CONSOMMÉES PAR *PTEROPUS RUFUS*

Les résultats du régime alimentaire présentés précédemment ont été obtenus dans les dix points de collecte situés sous les arbres-dortoirs. De plus, grâce à des observations directes sur les lieux d'alimentation, des enquêtes auprès des habitants riverains et des analyses supplémentaires d'autres fèces ramassées en dehors des dix placettes, nous avons pu estimer que *P. rufus* consomme dans la région de Berenty 21 espèces végétales réparties dans

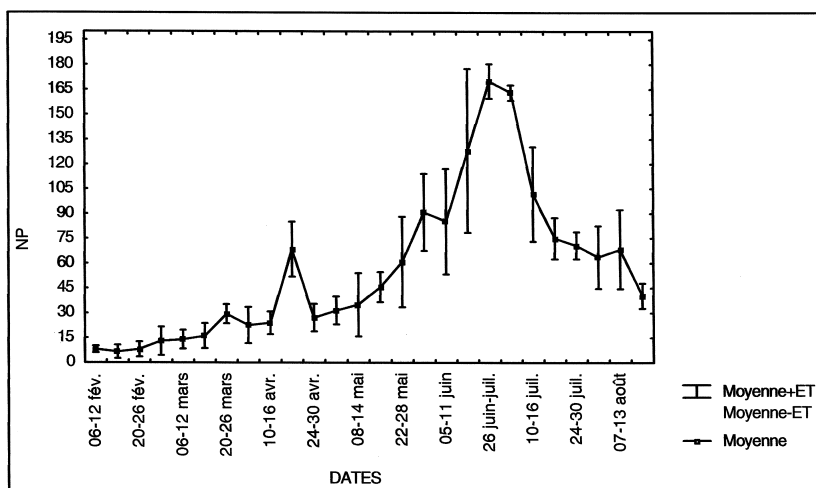


Figure 2.— Variations du nombre moyen de pelotes collectées par semaine dans les dortoirs de *Pteropus rufus*. NP : nombre de pelotes, ET : écart-type

17 genres et 13 familles. Parmi ces espèces, 19 ont été déterminées à partir des analyses de fèces et de pelotes et les 2 autres (*Ceiba pentandra* et *Melia azedarach*) à partir d'enquêtes. Concernant ces 21 espèces de plantes, 8 sont endémiques de Madagascar contre 13 introduites ; six espèces sont visitées pour leurs fleurs seulement, 13 pour leurs fruits et 2 pour leurs fruits et leurs feuilles (Tableau III).

DISCUSSION

RECHERCHE DE NOURRITURE ET QUANTITÉ DE FÈCES ET DE PELOTES COLLECTÉES

Chez les Mégachiroptères, la durée du transit digestif varie selon l'espèce et le type de nourriture. Des études ont toutefois montré que, dans le cas général, la première défécation se produira au plus tard une heure après l'ingestion de la nourriture (Fleming & Heithaus, 1981 ; Tedman & Hall, 1985 ; Richardson *et al.*, 1987 ; Charles-Dominique, 1991 ; Utzurrum & Heideman, 1991).

De février à avril, c'est le moment de la fructification (fruits mûrs) de la majorité des espèces de plantes non forestières (*Mangifera* sp., *Psidium* sp., *Flacourtia* sp., *Poupartia caffra*,...). *P. rufus* cherche sa nourriture loin de ses dortoirs ; lors des observations nocturnes, on n'en rencontre que rarement dans la Réserve. Une grande partie de la nourriture consommée est ainsi déféquée au cours des déplacements. Ainsi s'explique le faible nombre de fèces tombées et collectées dans les dortoirs à cette saison.

Par contre, à partir du mois de mai, c'est le moment critique pour la fructification de la majorité d'espèces de plantes sauf quelques unes comme *Tamarindus indica* qui portent des fruits mûrs pendant la saison sèche. *P. rufus* se nourrit alors beaucoup sur les plantes rencontrées dans la Réserve et ses alentours, donc au voisinage de ses dortoirs. C'est la raison pour laquelle la majorité des fèces qui correspondent aux dernières ingestions tombent dans les dortoirs. En outre, durant cette période (mai à août) *P. rufus* aurait besoin de se nourrir davantage et de réduire ses activités de déplacement pour la recherche de nourriture, afin d'augmenter ses réserves d'énergie sous forme de graisse contre le froid pendant l'hiver ; ce qui augmenterait aussi le nombre de fèces collectées dans les dortoirs.

Les variations brusques de la quantité de pelotes collectées dans le dortoir correspondent à des épisodes de mauvais temps. *P. rufus* semble en effet peu disposé à chercher de la nourriture en dehors des dortoirs par mauvais temps. Lors de la semaine du 17 au 23 avril, la pluie ayant tombé pendant 4 jours successifs, les membres de la colonie de *P. rufus* ont consommé des feuilles de *T. indica* durant la journée.

TABLEAU III

Liste des espèces végétales visitées comme sources de nourriture
par *Pteropus rufus* dans la région de Berenty.

Familles et Espèces	Organes	Sources d'information	Lieu d'alimentation	Graines dans les fèces
AGAVACEAE — <i>Agave rigidana</i> *	fl	dort + alim	non forestière	—
ANACARDIACEAE — <i>Mangifera indica</i> *	fr	dort	non forestière	—
— <i>Poupartia caffra</i>	fr	dort + alim	non forestière	—
BOMBACACEAE — <i>Ceiba pentandra</i> *	fl	enquête	non forestière	—
CACTACEAE — <i>Cerus</i> sp.*	fr	dort	non forestière	+
BRASSICACEAE — <i>Crateva excelsa</i>	fr	dort + alim	forestière	—
BORAGINACEAE — <i>Cordia varo</i> *	fr	alim	non forestière	—
CELTIDACEAE — <i>Celtis philippensis</i> *	fr + fe	dort + alim	forestière	—
FABACEAE — <i>Cassia siame</i> *	fl	alim	non forestière	—
— <i>Tamarindus indica</i>	fr + fe	dort + alim	forestière	—
MALVACEAE — <i>Grewia</i> sp.	fr	alim	forestière	+
MELIACEAE — <i>Azadirachta indica</i> *	fr	alim	non forestière	—
— <i>Melia azedarach</i> *	fr	enquête	non forestière	—
MORACEAE — <i>Ficus grevei</i>	fr	dort + alim	forestière	+
— <i>Ficus megapoda</i>	fr	dort + alim	forestière	+
— <i>Ficus pachyclada</i>	fr	alim	forestière	+
MYRTACEAE — <i>Eucalyptus camaldulensis</i> *	fl	alim	non forestière	—
— <i>Eucalyptus citroidea</i> *	fl	alim	non forestière	—
— <i>Eucalyptus</i> sp.*	fl	alim	non forestière	—
— <i>Psidium guajava</i> *	fr	dort + alim	non forestière	+
SALICACEAE — <i>Flacourtia</i> sp.	fr	dort	non forestière	+

Symboles & abréviations : * = espèce exogène ; alim = alimentation ; dort = dortoirs ; dort + alim = dortoirs et alimentation ; fe = feuilles ; fl = fleurs (pollen et/ou nectar) ; fr = fruits ; fr + fe = fruits et feuilles ; + = présence des graines dans les fèces ; — = absence des graines dans les fèces.

COMPOSITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE

La proportion de chaque espèce de plante consommée varie suivant le mois (Tableau I) ; cette variation dépend de la phénologie des plantes et des périodes d'activité sexuelle ou repos de *P. rufus*.

Feuilles

Concernant les feuilles, *P. rufus* se nourrit sur *Celtis philippensis* et *Tamarindus indica*. Il les mange en avalant le jus et en laissant tomber les restes sous forme de pelotes.

Les feuilles des espèces consommées par *Pteropus* en région tropicale sont riches en protéines et en matières minérales ; elles sont pauvres en substances toxiques, en particulier

les tannins (Kunz & Diaz, 1995). Le jus de ces feuilles a une haute concentration en protéines (Lowry, 1989) ; il pourrait contenir des substances à effets stimulants ou inhibiteurs sur l'activité sexuelle des chauves-souris (Kunz & Ingalls, 1994).

Les feuilles de *T. indica* à l'état sec sont composées de 20,5 % de cellulose, 13,7 % de matières minérales, 12,5 % de matière azotée (protéines), 6,0 % de matière grasse et 4,8 % de sucres (Charles-Dominique & Hladik, 1971) ; ces teneurs en nutriments expliquent pourquoi *P. rufus* choisit les feuilles de cette plante pour satisfaire ses besoins nutritionnels.

Fleurs (pollens)

Dans les fleurs, *P. rufus* recherche surtout le pollen. Dans la région orientale d'Australie, *Syconycteris australis* (Pteropodidae) consomme les pollens riches en protéines (Law, 1992). De même en Arizona (USA), *Leptonycteris sanborni* (Phyllostomidae) préfère les pollens d'*Agave* et de *Carnegiea*, ces derniers contenant respectivement 22,9 % et 43,7 % de protéines (Howell, 1974) ; les fleurs chiroptérophiles contiennent généralement un taux élevé de protéines et quelques acides aminés. Dans la région de Berenty, *P. rufus* utilise les grains de pollen d'*A. rigidana*, d'*Eucalyptus* spp. et du *Ceiba pentandra* comme source d'éléments nutritifs, surtout de matières azotées. *C. pentandra* a été mentionné comme aliment de *P. seychellensis* dans les îles de l'océan Indien (Cheke & Dahl, 1981 ; Racey & Nicoll, 1984). Selon Andrianavaivelo (2004), dans la région centre-ouest de Madagascar *P. rufus* visite les fleurs de *C. pentandra* pour leurs grains de pollen et leur nectar.

Fruits

P. rufus mange la pulpe des fruits, en avalant surtout le jus, et rejette les grosses graines. Dans le cas d'espèces végétales à fruits à petites graines, il avale quelques graines avec le jus et la pulpe, et laisse tomber sous forme de pelotes les fibres avec les graines non avalées. Durant nos observations, les plus grosses graines (5 mm de diamètre) avalées furent celles de *Flacourtia* sp. Les graines ingérées sont évacuées intactes dans les fèces. Selon Utzurrum (1995), aux Philippines, les fruits sont utilisés comme sources d'énergie (glucides) par *Pteropus* spp. ; ces fruits sont pauvres en matières grasses et en protéines (Thomas, 1982 ; Jordano, 1983). Ainsi, beaucoup de fruits consommés par les frugivores sont riches en énergie sous forme de carbohydrates (glucides) mais pauvres en protéines (Hladik *et al.*, 1971).

En outre, des observations microscopiques des fèces révèlent la présence de fragments (ailes, antennes et appendices) de fourmis (Formicidae), que l'animal a avalé volontairement ou non avec les fruits (*Ficus* spp.) et les fleurs (*Agave rigidana*). Ces insectes ont parfois été considérés comme sources de protéine pour *Pteropus* (Thomas, 1988).

VARIATION SAISONNIÈRE DU RÉGIME ALIMENTAIRE

La zone d'étude est située dans une formation sub-aride mais avec de la forêt galerie qui peut offrir des fruits, des fleurs et des feuilles vertes durant les différentes saisons. Ainsi, au long de la période d'étude, quelques espèces de plantes dont les fruits sont consommés par *P. rufus* étaient en permanence disponibles tandis que dans les plantations *Agave rigidana* était toujours en fleurs et que dans la forêt-galerie *Tamarindus indica* et *Celtis philippensis* avaient toujours des feuilles vertes. *P. rufus* a donc toujours à disposition différents types de nourriture dans ses habitats, pouvant ainsi obtenir le type d'aliment dont il a besoin selon la période de son cycle annuel.

Selon Baker & Baker (1936), la diminution de la photopériode et l'augmentation de la lumière ultra-violette entre la saison humide et la saison sèche déclencheraient la reproduction chez les Pteropodidae. Dans la région de Berenty, le mois d'avril correspond au début de la reproduction de *P. rufus*, et le mois de juin à la pleine saison de sa reproduction (Raehararisena, 2000). Les mois de mars et d'avril sont ceux de la transition entre deux saisons ; ce qui coïncide avec un changement d'un mois à l'autre du régime alimentaire de *P. rufus* qui entre alors en période d'accouplement et qui nécessiterait alors un changement de régime alimentaire (augmentation de la quantité de fleurs et diminution de celle de feuilles et de fruits consommés). En revanche, en février (période chaude et humide) et de juin à août (période froide et sèche), *P. rufus* garde à peu près le même régime alimentaire, ce qui montre bien qu'il rencontre toujours dans ses habitats la même qualité de nourriture dont il a besoin.

SOURCES DE NOURRITURE

Dans la région de Berenty, 21 espèces, 17 genres et 13 familles de plantes sont utilisés par *P. rufus* comme sources de nourriture. Dans la forêt littorale de Sainte-Luce, située à 94 km de Berenty, *P. rufus* consomme des fruits de 40 espèces, 28 genres et 21 familles de plantes (Bollen & Elsacker, 2002). La végétation de la forêt de Sainte-Luce, qui est une formation littorale humide (Dumetz, 1999), est très différente de celle de Berenty. Si elles ont un genre (*Ficus*) et quatre familles (Agavaceae, Moraceae, Myrtaceae et Salicaceae) en commun, les listes des plantes utilisées par *P. rufus* dans ces deux sites ne partagent aucune espèce. La faible diversité relative de la nourriture en région de Berenty pourrait être due à la pauvreté spécifique de la végétation sèche du Sud. L'absence d'espèce commune pourrait donc s'expliquer par le climat local qui entraîne la mise en place d'une végétation différente dans les deux sites.

Dans la présente étude, plus de la moitié (13/21) des espèces de plantes utilisées par *P. rufus* sont des exogènes qui ont été introduites à Madagascar pour des raisons diverses : *Mangifera indica* est une source de fruits comestibles ; *Azadirachta indica*, *Melia azedarach* et *Eucalyptus* spp. sont utilisés dans la production des huiles essentielles et pour les reboisements ; *Agave rigidana* est une espèce très intéressante pour les fibres de ses feuilles utilisées dans la fabrication des matériels en sisal (cordes, sacs, paniers, tapis,...). Cette dernière espèce de plante est largement cultivée dans notre zone d'étude, et c'est peut être grâce à cette vaste plantation que *P. rufus* forme une grande colonie dans la RP de Berenty (Raheriarisena, 2000).

En somme, dans la partie Sud de Madagascar (Berenty et Sainte Luce), le régime alimentaire de *P. rufus* varie selon la région en fonction des espèces végétales disponibles.

CONCLUSION

Dans le sud de Madagascar, le régime alimentaire de *P. rufus* est composé de 59,0 à 65,1 % de fruits qui couvrent les besoins énergétiques, ainsi que de 17,3 à 35,0 % de fleurs et 6,0 à 18,0 % de feuilles qui assurent les exigences en protéines et matières minérales. Comme tous les Pteropodidae de grande taille (poids supérieur à 300 g), *P. rufus* a un régime alimentaire de type végétarien généraliste : aucune de ces trois parties de plantes représente 90 % ou plus de la consommation quotidienne de nourriture (Richards, 1995).

REMERCIEMENTS

J'exprime mes vifs remerciements au projet The Lubee Bat Conservancy (n° 118 07) et au Département de Zoologie de l'Université d'Aberdeen pour le financement de ce travail, à J. de Heaulme et tous les personnels de la Réserve Privée de Berenty pour leur accueil chaleureux. Ma profonde gratitude va à E. Long pour ses soutiens techniques, ses critiques et ses conseils sur le terrain. Pour son assistance et ses commentaires constructifs sur ce manuscrit, je remercie sincèrement S.M. Goodman.

RÉFÉRENCES

- ANDRIANARIVELO, A.R. (2004). — *Les rôles des Mégachiroptères (Pteropus rufus, Tiedman 1808 et Eidolon dupreanum, Pollen 1866) sur la pollinisation de Ceiba pentandra (kapokier) dans la région de Morondava*. Mémoire de D.E.A., Université d'Antananarivo, Madagascar.
- BAKER, J.R. & BAKER, Z. (1936). — The seasons in a tropical rain-forest (New Hebride). - Part 3. Fruit-bats (Pteropodidae). *J. Linn. Soc., Zool.*, 39 : 123-141.
- BOLLEN, A. & ELSACKER, L.V. (2002). — Feeding ecology of *Pteropus rufus* (Pteropodidae) in the littoral forest of Sainte Luce, SE Madagascar. *Acta Chiropterologica*, 4 : 33-47.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. & HLADIK, C.M. (1971). — Le *Lepilemur* du sud de Madagascar : Ecologie, alimentation et vie sociale. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 46 : 3-66.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. (1991). — Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera : Phyllostomidae) in French Guiana. *J. Trop. Ecol.* 7 : 243-256.
- CHEKE, A.S. & DAHL, J.F. (1981). — The status of bats on western Indian Ocean Islands, with special reference to *Pteropus*. *Mammalia*, 45 : 205-238.

- DUMETZ, N. (1999). — High plant diversity of lowland rainforest vestiges in eastern Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 8 : 273-315.
- ENTWISTLE, A.C. & CORP, N. (1997). — The diet of *Pteropus voltzkowi*, an endangered fruit bat endemic to Pemba, Tanzania. *East Afr. Wildl. J.*, 35 : 351-360.
- FLEMING, T.H. (1993). — Plant-visiting bats. *American Scientist*, 81 : 460-468.
- FLEMING, T.H. & HEITAUS, E.R. (1981). — Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica*, 13 : 45-53.
- FUNAKOSHI, K., WATANABE, H. & KUNISAKI, T. (1993). — Feeding ecology of the northern Ryukyu fruit bat, *Pteropus dasymallus*, in a warm-temperate region. *J. Zool., Lond.*, 230 : 221-230.
- HLADIK, C.M., HLADIK, A., BOUSETT, J., VALDEBOUZE, P., VIROBEN, G. & BELORT-LAVAL, J. (1971). — Les régimes alimentaires de primates de l'île de Barro Colorado (Panama). *Folia Primatologica*, 16 : 95-122.
- HOWELL, D.J. (1974). — Bats and pollen : physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. *Comp. Biochem. Physiol.*, 48A : 263-276.
- JORDANO, P. (1983). — Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica*, 15 : 38-41.
- KUNZ, T.H. & DIAZ, C.A. (1995). — Folivory in fruit-eating bats, with new evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera : Phyllostomidae). *Biotropica*, 27 : 106-121.
- KUNZ, T.H. & INGALLS, K.A. (1994). — Folivory in bats : an adaptation derived from frugivory. *Funct. Ecol.*, 8 : 665-668.
- LAW, B.S. (1992). — Physiological factors affecting pollen use by Queensland blossom bats (*Syconycteris australis*). *Funct. Ecol.*, 6 : 257-264.
- LOWRY, J.B. (1989). — Green-leaf fractionation by fruit bats : is this feeding behaviour a unique nutritional strategy for herbivores ? *Aust. Wildl. Res.*, 16 : 203-206.
- MADAGASCAR CAMP (2002). — *Evaluation et plan de gestion pour la conservation (CAMP) de la faune de Madagascar : Lémuriens, autres Mammifères, Reptiles et Amphibiens, Poissons d'eau douce et évaluation de la viabilité des populations et des habitats de Hypogeomys antimena (Vositse)*. Rapport Autres Mammifères, version finale. ANGAP (Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées), Antananarivo, Madagascar.
- MICKLEBURGH, S.P., HUTSON, A.M. & RACEY, P.A. (1992). — *Old World fruit bats, an action plan for their conservation*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN/SSC) Chiroptera Specialist Group, Gland, Switzerland.
- PETERSON, R.L., EGER, J.L. & MITCHELL, L. (1995). — *Chiroptères*. Volume 84 de la *Faune de Madagascar*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- O'CONNOR, S. (1988). — Une revue des différences écologiques entre deux forêts galeries, une protégée et une dégradée, au centre sud de Madagascar. Pp. 216-227, in : L. Rakotova, V. Barre & J. Sayer (eds.). *L'équilibre des écosystèmes forestiers à Madagascar*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN), Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni.
- RACEY, P.A. & NICOLL, M.E. (1984). — Mammals of the Seychelles. Pp. 607-626, in : D.R. Stoddart (ed.). *Biogeography and ecology of the Seychelles islands*. Junk, The Hague.
- RAHERIARISANA, M. (2000). — *Contribution à l'étude bioécologique de la colonie de Pteropus rufus (Tiedman, 1808) « fanihy », et de son rôle dans le maintien et la régénération forestière dans la Réserve Privée de Berenty et de ses alentours*. Mémoire de D.E.A., Université d'Antananarivo, Madagascar.
- RAKOTOARISOA, S.V. (1994). — *Etude des influences des facteurs externes sur la structure de la population de Propithecus verreauxi verreauxi dans la Réserve Privée de Berenty et ses intérêts pédagogiques et éducationnels*. Mémoire C.A.P.E.N., Ecole Nationale Supérieure, Université d'Antananarivo, Madagascar.
- RATRIMOMANARIVO, H.F. (2003). — *Etude du régime alimentaire d'Eidolon dupreanum (Pollen, 1866) dans les hautes-terres centrales malgaches et son rôle potentiel sur la régénération forestière*. Mémoire de D.E.A., Université d'Antananarivo, Madagascar.
- RICHARDS, G.C. (1995). — A review of ecological interactions of fruit bats in Australian ecosystems. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 67 : 79-96.
- RICHARDSON, K.C., STUEBING, R.B. & NORMAN, H.K. (1987). — Alimentary tract morphology and digesta transit of some Malaysian chiropterans. *Indo-Malayan Zool.* 4 : 399-412.
- TEDMAN, R.A. & HALL, L.S. (1985). — The morphology of the gastrointestinal tract and food transit time in the fruit bats *Pteropus alecto* and *P. poliocephalus* (Megachiroptera). *Aust. J. Zool.*, 33 : 625-640.
- THOMAS, D.W. (1982). — *Ecology of an African savannah fruit bat community : resource partitioning and role in seed dispersal*. Ph.D. thesis, University of Aberdeen, Aberdeen, Scotland.
- THOMAS, D.W. (1988). — Analysis of the diet of plant-visiting bats. Pp. 211-220, in : T.H. Kunz (ed.). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington, DC, Smithsonian Institution.
- UTZURRUM, R.C.B. (1995). — Feeding ecology of Philippine fruit bats : patterns of resource use and seed dispersal. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 67 : 63-77.
- UTZURRUM, R.C.B. & HEIDEMAN, P.D. (1991). — Differential ingestion of viable vs nonviable *Ficus* seeds by fruit bats. *Biotropica*, 23 : 311-312.
- WHITE, F. (1983). — *The vegetation of Africa*. Natural Resources Research, 20. UNESCO, Paris.